УДК 595.733.591

**П. А. Мокрушов**

# ЗРИТЕЛЬНЫЕ СТИМУЛЫ В ПОВЕДЕНИИ СТРЕКОЗ.

## Сообщение 4. Распознавание неподвижных особей своего вида у стрекоз рода *Lestes*

Прекопуляционные механизмы репродуктивной изоляции широко распространены среди насекомых, в том числе и у стрекоз. Для некоторых видов стрекоз родов *Aeschna, Erythromma, Ischnura* показана (Moore, 1964; Noordwijk, 1978) роль биотопического преферендума как механизма межвидовой изоляции. Уникально устроенный копулятивный аппарат самцов стрекоз позволяет предполагать эффективное значение механической изоляции у этих насекомых. Вместе с тем стрекозы обладают прекрасным зрительным анализатором очень чувствительным к движению, способным к поляризационному и спектральному анализу. И, несомненно, зрение играет важную роль в распознавании брачного партнера. Многочисленные наблюдения и полевые опыты свидетельствуют, что для успешного узнавания стрекозами особей своего вида имеют значение такие оптические признаки, как размер и цвет тела, цветные узоры на крыльях, характер полета и др. В то же время неоднократно наблюдались случаи, когда самцы некоторых стрекоз не различали видовых признаков, что проявлялось в агрессивном поведении или образовании гетероспецифических тандемов. Причем стрекозы рода *Lestes* образуют максимальное из зарегистрированных количество смешанных пар (Bick, Bick, 1981). Существует мнение, что в межвидовой изоляции у этих насекомых главная роль принадлежит самке, которая контактно узнает самцов своего вида (Loibl, 1958). У стрекоз рода *Lestes* время и места встреч часто перекрываются (*L. dryas, L. sponsa, L. barbara, L. virens*).

В своих исследованиях мы сделали попытку установить роль зрения в предварительном узнавании самцами рода *Lestes* конспецифичных особей. Первая серия опытов была выполнена с использованием неподвижных моделей.

**Методика.** Опыты проводили в июле—августе, в солнечную погоду в местах скопления половозрелых самцов *L. dryas, L. sponsa, L. barbara, L. virens*. Такими местами в окр. Киева были небольшие лесные водоемы, сухой луг среди леса. В экспериментальных условиях специфическую реакцию самцов можно вызвать не только на самку, но и на некоторые объекты, имитирующие ее. Было замечено (Buchholtz, 1956; Paulson, 1974), что у стрекоз *Argia lugens, Platycnemis pennipes, P. dealbata* и некоторых других движение самки является необходимым условием, вызывающим реакцию преследования со стороны самца. Самцы рода *Lestes* захватывают в тандем как пролетающих мимо, так и сидящих на субстрате самок. В настоящей работе самцам предъявлялись только неподвижные объекты: мертвые самки и самцы с одинаково расправленными крыльями, модели из синтетических материалов, которые прикалывались к субстрату энтомологическими булавками на одинаковой высоте. Одновременно показывали контроль — мертвых самок одного из видов. Модели и тела насекомых периодически меняли местами. При необходимости определяли видовую принадлежность реагирующих самцов, отлавливая их. Реакцию самцов классифицировали следующим образом: посадка, тандем, подлет к модели, атака. Первые две считали положительными, две других отрицательными, а результаты количественных учетов оценивали при помощи критерия $\chi^2$. Всего было учтено 2245 реакций на 89 моделей.

Автор благодарит принимавших участие в полевых опытах М. Ю. Лидского и Л. И. Францевича за полезные советы при обработке и обсуждении результатов.

**Результаты.** Самки стрекоз рода *Lestes*, присаживаясь на субстрат для отдыха в местах спаривания, где их могут обнаружить самцы, располагают тело по отношению к субстрату под некоторым углом. Поэто-

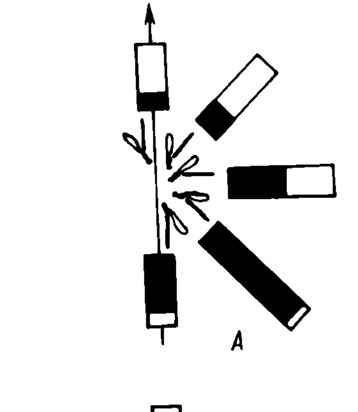
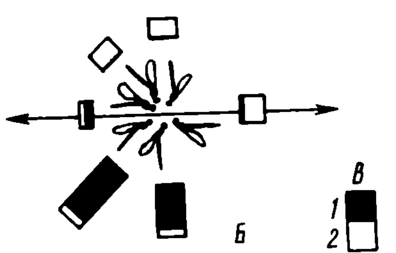



Рис. 1. Реакция самцов *Lestes dryas* на неподвижных самок своего вида в зависимости от их положения на субстрате: *А* — самки на вертикальном субстрате; *Б* — на горизонтальном субстрате; *В* — тип реакции: *1* — положительная; *2* — отрицательная; *Г* — масштаб — 50 учетов.




му для выбора позы в последующих опытах мы провели эксперименты, в которых определяли оптимальное положение тела и крыльев неподвижного насекомого на субстрате. Самок *L. dryas* прикалывали к вертикально или горизонтально расположенным травинкам. Результаты опытов представлены на рис. 1. Положение крыльев (сложенных вместе или расправленных) существенного значения не имело, хотя половозрелые самки, как правило, держат крылья отведенными назад в горизонтальной плоскости. В последующих опытах насекомые и модели прикалывались к травинкам под углом тела 45°.

В следующей серии опытов предъявлялись самки с крыльями, укороченными наполовину, с двумя крыльями, с тремя парами крыльев и бескрылые. Бескрылые самки не привлекали внимания самцов. Реакция самцов на тела самок с тремя парами крыльев и укороченными крыльями была значимо ниже, чем в контроле. Серия опытов с искусственно изготовленными крыльями показала, что модели с крыльями из полиэтилена, целлофана и т. п. игнорируются самцами. Достоверно снижали положительную реакцию у самцов и модели, у которых детали тела были изготовлены из синтетических материалов. В дальнейшем мы демонстрировали лишь тела самцов и самок исследуемых видов.

Найден участок, где самок *Lestes dryas, L. barbara, L. sponsa* и *L. virens* можно было одновременно показывать самцом этих же видов. Результаты опытов приведены в таблице и свидетельствуют, что значимого различия по критерию $\chi^2$ между реакцией самцов на самок своего вида и других видов нет. Не было значимого различия и при выборе самцами *L. dryas* самки или самца при одновременном их предъявлении.

Стрекозы рода *Lestes*, сидящие на субстрате, часто защищаются от приближающихся к ним особей, приподнимая брюшко или движением

**Реакция самцов стрекоз рода Lestes на неподвижных самок различных видов (418 учетов)**

| Вид самки | Количество зарегистрированных тандемов у самцов (в скобках — % от общего количества) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *L. dryas* | | *L. sponsa* | | *L. barbara* | | *L. virens* | |
| *L. dryas* | 69 | (30,0) | 13 | (22,1) | 17 | (28,8) | 14 | (20,0) |
| *L. sponsa* | 71 | (30,9) | 15 | (25,4) | 10 | (16,9) | 13 | (18,6) |
| *L. barbara* | 46 | (20,0) | 14 | (23,7) | 18 | (30,5) | 24 | (34,3) |
| *L. virens* | 44 | (19,1) | 17 | (28,8) | 14 | (23,8) | 19 | (27,1) |
| Общее количество тандемов | 230 | (100) | 59 | (100) | 59 | (100) | 70 | (100) |

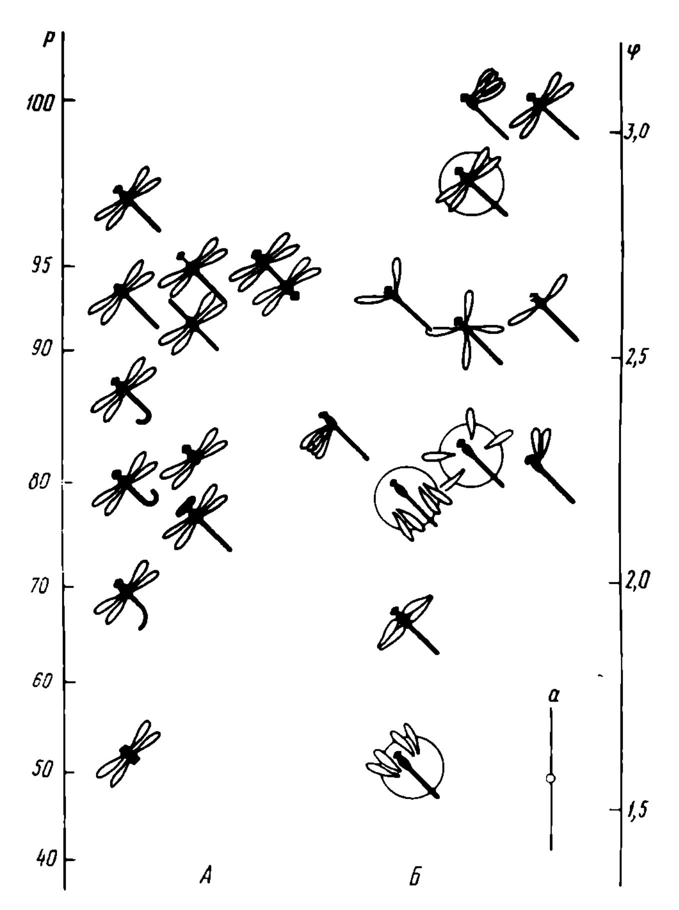



Рис. 2. Реакция самцов стрекоз рода *Lestes* на неподвижных самок с измененной формой тела и разным положением крыльев, 1480 учетов. Масштаб по оси ординат обеспечивает равномерную ошибку разности, *a* — значимая разность, ($P_0$=5 %); p — положительная реакция, %; φ — преобразование Кокрена, $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{P}$): *А* — модели с измененной формой и позой тела; *Б* — модели с разным положением крыльев по отношению к телу.

крыльев. Влияние положения крыльев по отношению к телу на реакцию самцов было исследовано на моделях, к которым приклеивали крылья самок *L. dryas*. Результаты опытов приведены на рис. 2, *Б*. В этой же серии самцам показывали модели с разным положением брюшка, с измененной формой тела. Крылья у всех моделей были приклеены одинаково. Результаты опытов показаны на рис. 2, *А*.

**Обсуждение** Как мы уже отмечали, у стрекоз рода *Lestes* биотопическая изоляция не может играть существенной роли. Естественно, что у стрекоз этого рода должны существовать другие механизмы межвидовой изоляции. К таким механизмам у стрекоз относят механическую и оптическую. По поводу этих двух механизмов однозначного мнения нет, хотя широко проводились опыты по выяснению их роли в поведении стрекоз. Как правило, в опытах основным методом было предъявление живых или неподвижных насекомых самцам своего вида и рода или представителям других родов. Четких выводов в этих экспериментах не было получено.

Механическая изоляция в простейшем случае — при взаимодействии близкородственных стрекоз — может проявляться в несоответствии размеров у обитающих совместно насекомых. Как уже в известных опытах (Loibl, 1958), так и в наших при предъявлении неподвижных моделей стрекоз не отмечено избирательное отношение самцов к моделям оптимального размера. С точки зрения многих исследователей более существенное значение для механической изоляции может иметь такой фактор, как своеобразный процесс копуляции у стрекоз. Полагают, что межвидовое разделение может осуществляться на первом этапе в случае несоответствия анальных придатков самца месту захвата самки — головы у *Anisoptera* или переднегруди у *Zygoptera*. Так, самки рода *Lestes* не копулировали с самцами своего вида, у которых была искажена структура анальных придатков (Loibl, 1958). Аналогично вели себя самки и в том случае, когда их захватывали самцы других видов. Были сделаны выводы, что основная роль в данном случае принадлежит самке, так-

тильная стимуляция которой самцом способствует видовому распознаванию. Кроме того, структура вторичных половых органов самцов стрекоз, в частности, генитальных крючков специфична для каждого вида. При спаривании генитальная пластинка самки соприкасается с генитальным аппаратом самца. Существует мнение, что такое соединение осуществляется по принципу «ключ — замок» и может служить у стрекоз очень эффективным изолирующим барьером.

Вместе с тем известно, что неоднотипность строения анальных придатков у разных видов самцов рода *Leucorrhinia* (Pajunen, 1964) не влияет на процесс копуляции. Стрекозы этого рода распознают партнера по таким оптическим признакам, как размер и форма брюшка. Самцы *Cordulia aenea* отличают самок также по форме брюшка и характеру полета (Ubukata, 1983).

С другой стороны, у стрекоз широко распространен половой диморфизм, и они обладают зрительным анализатором, способным к цветовосприятию. Поэтому многие исследователи полагают, что у стрекоз существенную роль в распознавании особей своего вида и их половой принадлежности может играть такой признак, как цвет. И действительно, стрекозы рода *Calopteryx* при распознавании особей своего вида руководствуются цветом крыльев или брюшка (Buchholtz, 1951; Heymer, 1973). Цвет тела или наличие на нем цветного узора служит отличительным признаком для стрекоз *Platychemis pennipes, Platycypha caligata* (Buchholtz, 1956; Robertson, 1982).

Стрекозы рода *Lestes* также обладают половым диморфизмом. Можно было бы предположить, что цвет тела является существенным признаком оптического распознавания особей, хотя бы противоположного пола. Но в опытах было установлено (Loibl, 1958), что самцы *Lestes* плохо различали как видовую, так и родовую принадлежность предъявленных им в опытах стрекоз *Zygoptera*. В этих опытах не оказывали значительного влияния на снижение положительных реакций самцов такие искажения моделей, как удаление головы, туловища, изменение цвета крыльев. Значение имело только наличие или отсутствие крыльев. Уместно заметить, что и в ранее поставленных опытах самцы *Platycnemis pennipes* и *P. dealbata* захватывали в тандем движущиеся модели без головы или брюшка, или всего с одним крылом (Buchholtz, 1956). Бескрылые модели отвергались. Самцы *P. dealbata* не реагировали на самок из коллекций потому, как полагает автор, что их цвет не соответствовал натуральному. В наших опытах также важным фактором, привлекающим самцов к неподвижным моделям, являлись крылья. Размер и цвет тела практически не имели значения. По этим признакам самцы *L. dryas, L. sponsa, L. barbara, L. virens* не отличали самок своего вида и самку от самца.

Таким образом, как данные литературы (Loibl, 1958), так и наши опыты, свидетельствуют, что в распознавании самцом рода *Lestes* объекта как стрекозы определенную роль играет площадь крыльев. Не менее существенное значение имеет и расположение крыльев по отношению к телу. Так, модели с крыльями, прикрепленными вершиной к телу или вынесенные вперед тормозили положительную реакцию на модель. Отсюда можно предположить, что в оптической схеме распознавания неподвижного объекта как стрекозы важная роль принадлежит крыльям и их положению. То, что нам не удалось вызвать реакцию самцов рода *Lestes* на абстрактные модели, как это было и в опытах других исследователей (Frantsevich, Mokrushov, 1984), с самцами рода *Sympetrum*, может свидетельствовать о более тонком механизме распознавания особей своего вида у стрекоз рода *Lestes*. В отличие от опытов с самцами рода *Sympetrum* мы не смогли подыскать синтетических заменителей ни для материала крыльев, ни для тела, которые вызывали бы у самцов *Lestes* положительные реакции.

*Bick G. H., Bick J. C.* Heterospecific pairing among Odonata //Odonatologica.— 1981.— **10**, N 4.— P. 259—270.
*Buchholtz C.* Untersuchungen an der Libellengattung Calopteryx Leach, unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen // Z. Tierpsychol.— 1952.— **8**, N 2.— S. 273—293.
*Buchholtz C.* Eine Analyse des Paarungsverhaltens und der dabei wirkenden Auslöser bei den Libellen Platycnemis pennipes Pall. und Pl. dealbata Klug.// Ibid.— 1956.— **13**, N 1.— S. 13—25.
*Frantsevich L. I., Mokrushov P. A.* Stimuli releasing attac of a territorial male in Sympetrum (Anisoptera, Libellulidae) // Odonatologica.— 1984.— **13**, N 3.— P. 335—350.
*Heymer A.* Étude du comportement reproducteur et analyse des mécanismes declencheurs innes (MDI) optiques chez les Calopterygidae (Odon. Zygoptera) // Ann. Soc. entomol. Fr.— 1973.— **9**, N 1.— P. 219—255.
*Loibl E.* Zur Ethologie und Biologie der deutschen Lestiden (Odonata) // Z. Tierpsychol.— 1958.— **15**, N 1.— S. 54—81.
*Moore N. W.* Intra- and interspecific competition among dragonflies // J. anim. Ecol.— 1964.— **33**, N 1.— P. 49—71.
*Noordwijk M.* A mark-recapture study of coexisting zygopteran populations // Odonatologica.— 1978.— **7**, N 4.— P. 353—374.
*Pajunen V. I.* Mechanism of sex recognition in Leucorrhinia dubia V. d. Lind., with notes on the reproductive isolation between L. dubia and L. rubicunda L. (Odonata, Libellulidae) // Ann. Zool. Fenn.— 1964.— N 1.— P. 55—71.
*Paulson D. R.* Reproductive isolation in damselflies //Syst. Zool.— 1974.— **23**, N.— P. 40—49.
*Robertson H. M.* Mating behaviour and its relationship to territoriality in Platycypha caligata (Selys) (Odonata, Chlorocyphidae) // Behaviour.— 1982.— **79**, N 1.— P. 11—27.
*Ubukata H.* An experimental study of sex recognition in Cordulia aenea amurensis Selys (Anisoptera, Corduliidae) // Odonatologica.— 1983.— **12**, N 1.— P. 71—81.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 31.03.89

**Visual Stimuli in Behaviour of Dragonflies. Communication 4. Recognition of Immobile Conspecific Individuals in Lestes Dragonflies. Mokrushov P. A.— Vestn. zool., 1991, N 2.**— Immobilized individuals and artificial models were posted in field to males of four *Lestes* species. The males displayed no ability to descriminate the sex and species of a congeneric immobile dragonfly. The area and arrangement of wings are of significance for recognition of an immobile target to be a dragonfly.

УДК 598.2:591.53 (477.83)

**А. Е. Луговой**

# О СЕЗОННЫХ ТРОФИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РИТМАХ СТРУКТУРЫ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ
## (на примере оз. Яновский Став Львовской области)

Левый приток р. Днестра — р. Верещица — в своем верхнем течении превращена в систему рыбоводных прудов. Среди этой группы выростных прудов самый крупный — Яновский став, водное зеркало которого составляет 207 га. Западный берег Яновского става тянется вдоль пгт. Ивано-Франково (б. Янов) Яворовского р-на Львовской обл.; восточный — примыкает к территории государственного заповедника «Росточье». В пруду, который входит в хозяйство Львовского облрыбокомбината, ежегодно интенсивно выращивается до 2 млн. карпов, толстолобиков и рыб других пород. Осенью вода из пруда спускается, но и после спуска, в понижениях дна, остаются зеркальца воды, а в местах выхода ключей зимой образуются незамерзающие полыньи.

Несмотря на искусственное происхождение этого водоема, его называют и обозначают на картах как озеро, видимо вследствие давней истории водоема, который естественно вписывается в окружающий ландшафт.

Плоские берега озера с северной и восточной части (со стороны заповедных болотистых угодий «Заливки») покрыты тростником, рогозом, образуя удобные места для